Aus dem zoologischen Institut der Ludwig-Maximilians-Universität München.

Über Veränderungen der Eibildung bei Moina rectirostris var. Lilljéborgii.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät (2. Sektion)

der

Kgl. Bayr. Ludw.-Maximil.-Universität zu München

vorgelegt von

Marta Grunewald aus Barmen.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Eingereicht am: 11. Februar 1915.

Erlangen.
K. B. Hof- und Universitätsbuchdruckerei von Junge & Sohn.
1915.

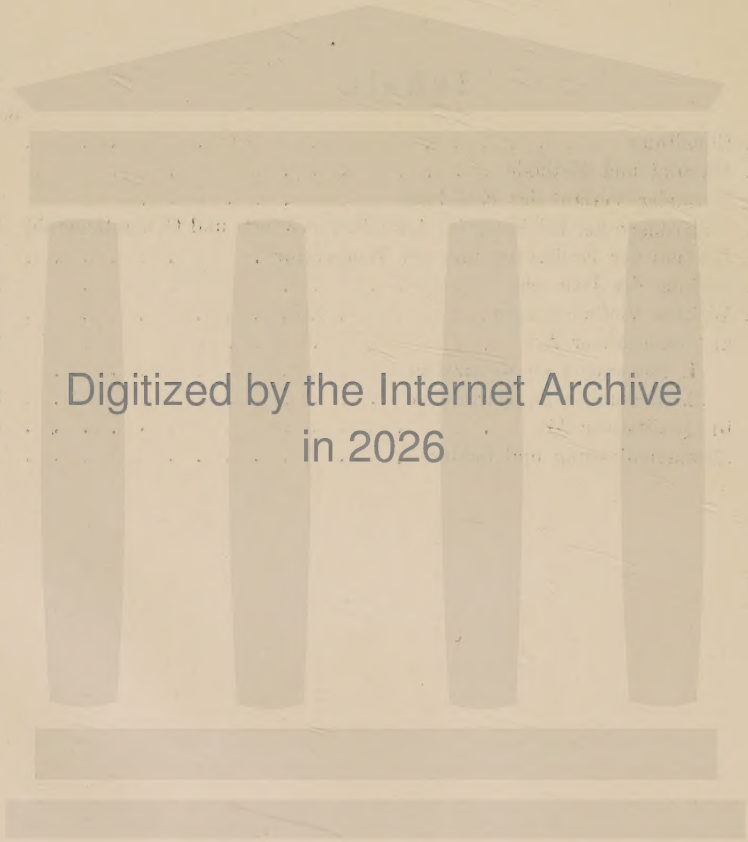
Dekan: Prof. Dr. Lindemann.

Referent: Prof. Dr. R. Hertwig.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 5
II. Material und Methode 5
III. Normaler Verlauf der Eibildung 7
IV. Änderungen der Eibildung im Anschluss an Wurf- und Generationszahl 10
V. Einfluss der Ernährung und der Temperatur 12
VI. Bildung des Dauereis 21
VII. Weitere Veränderungen 28
a) Quantitativer Art 28
1. Messungen an Keimzellen 28
2. Messungen an Darmzellen 30
b) Qualitativer Art 34
VIII. Zusammenfassung und Schluss 35


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552310_0066

I. Einleitung.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Cladoceren sind in den letzten Jahren, besonders mit Hinblick auf das Problem der Geschlechtsbestimmung mehrfach zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen gemacht worden. Durch die Arbeiten von Woltereck (1911), von Scharffenberg (1911; 1914) und Papanicolau (1911 a und b) ist nachgewiesen, dass der Generationswechsel der Cladoceren von äußeren Bedingungen abhängig ist, indem Wärme und reichliche Nahrung die Parthenogenese, Kälte und Hunger den Eintritt der Gamogenese begünstigen, was sich besonders in den mittleren, den labilen Generationen bemerkbar macht.

Dieses Verhalten legt die Vermutung nahe, dass in den Keimzellen im Verlaufe des Zyklus allmähliche Veränderungen vor sich gehen, die als Übergangsformen zwischen der Bildungsart der parthenogenetischen und der befruchtungsbedürftigen Eier zu betrachten sind.

Ohne dass von vornherein über die Art etwaiger derartiger Keimzellveränderungen etwas hätte vorausgesehen werden können, wurden von diesem Gesichtspunkte aus die vorliegenden Untersuchungen, die im Münchener zoologischen Institut ausgeführt wurden, unternommen. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. R. von Hertwig, unter dessen Leitung mir zu arbeiten vergönnt war, möchte ich an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. R. Goldschmidt zu vielem Danke verpflichtet.

II. Material und Methode.

Meine Untersuchungen beziehen sich alle auf *Moina rectirostris* var. *Lilljéborgii*, die ich aus einem Tümpel in Irschenhausen bezog, aus dem auch das von Papanicolau zu seinen Experimenten be-

nutzte Material stammte. Da im Sommer 1913 der Tümpel zugeschüttet und überackert worden war, arbeitete ich außerdem mit Material, das ich mehrmals durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Honigmann aus Halle erhalten konnte, dem ich auch an dieser Stelle für seine Mühe meinen Dank sagen möchte. Die Aufzucht der Dauereier geschah am erfolgreichsten im Thermostaten bei 24° C, in dem ich regelmäßig bereits nach 4 Tagen ausgeschlüpfte Tiere fand, auch nachdem die Dauereier fast anderthalb Jahre ausgetrocknet gelegen hatten.

Negative Erfolge in der Aufzucht der Dauereier lassen sich meinen Erfahrungen nach meist auf zu geringe Anzahl der angesetzten Ephippien zurückführen, da immer nur ein gewisser Prozentsatz auszukriechen scheint; je zahlreicher das angesetzte Material, desto größer ist also die Wahrscheinlichkeit für gute Resultate beim Ausschlüpfen.

Nachdem sich die im Sommer 1913 durchgeführte Untersuchung am konservierten, geschnittenen Material der im Sommer 1912 gezüchteten Tiere als ergebnislos erwiesen hatte, nahm ich im Winter 1913/14 die Untersuchung in der Weise wieder auf, dass ich die Eibildung am lebenden Tiere verfolgte. Jedes einzelne Versuchstier wurde vom Tage seiner Geburt an regelmäßig beobachtet und die Beschaffenheit des Ovars genau untersucht, so dass die einzelnen Stadien der Eibildung unter den verschiedenen Versuchsbedingungen kontinuierlich zur Beobachtung kamen, und auch die Möglichkeit gegeben war, die Natur und das Geschlecht der aus der betreffenden Eibildung hervorgehenden Tiere zu erkennen. Die Durchsichtigkeit der Tiere infolge der sehr schwachen Strukturzeichnung der Schale ist hierbei von großem Vorteil. Es ist dadurch möglich, mit starken Vergrößerungen (Ölimmersion 2 mm von Winckel, Kompensationsokulare 3, 5, 6) die Vorgänge im Ovar genau zu verfolgen und mittels des Zeichenapparates (den Zeichnungen wurde stets die Kombination Immersion 2 mm, Kompensationsokular 3 zugrunde gelegt) festzuhalten, so dass auf diese Weise ein genaues Bild der Eibildung zustande kommt. Freilich hat diese Untersuchungsmethode auch ihre Nachteile. Vor allem gelingt es nicht immer, das Tier vor den Schädigungen, denen es durch den Druck des Deckglases ausgesetzt ist, zu bewahren, und man ist gezwungen, eine sehr große Zahl von Tieren zu untersuchen, weil die Beobachtungsreihen häufig durch frühzeitiges Absterben der Versuchstiere missglücken. Dazu kommt, dass *Moina rect.* nicht gerade zu den widerstandsfähigsten Cladoceren zu gehören scheint. Im Aquarium, in dem sie mit *Daphnia pulex* und *Daphnia magna* gemischt gehalten wurde, überdauerten die beiden letztgenannten Arten die erste weit länger, als es durch die Diffe-

renz der Zykluslänge verständlich gewesen wäre. Offenbar ist *Moina* gegen Schädigungen weit empfindlicher als die beiden anderen Arten.

Zur Kultur verwandte ich kleine, vogelnapfartige Glasschälchen mit dem gleichen Vorteil wie größere $^1/_4$ Liter enthaltende Bechergläser. Auch gegen die Anwendung von Leitungswasser zeigten die Tiere keine größere Empfindlichkeit als gegen weiches Aquariumwasser. Als Nahrung verwandte ich eine Reinkultur von kleinen einzelligen Grünalgen (*Chlorella*), die sich sehr bequem aus einer kleinen Stammkultur züchten lässt, indem man eine an gelösten organischen Substanzen reiche Nährlösung damit beschickt. Als geeignete Nährlösung erwies sich ein Aufguss von klein geschnittenen Mehlwürmern. Man lässt das Glas zugedeckt möglichst in heller Sonne stehen. Im Lauf von 8—14 Tagen entwickelt sich eine reiche, dunkelgrüne Algenflora, so dass die anfangs ziemlich reichlich auftretenden Fäulnisbakterien durch den von den Algen produzierten Sauerstoff vernichtet werden. Dass keine Fäulnis mehr vorhanden ist, kann man leicht am Geruche feststellen. Wenn die Kultur völlig geruchlos geworden ist, ist sie gebrauchsfähig und stellt eine sehr bequeme gute Nahrung dar, die stets in beliebigen Mengen in kurzer Zeit hergestellt werden kann. Ich verdanke die Angabe der Methode einer mündlichen Mitteilung des Herrn Prof. Renner vom hiesigen botanischen Institut und bin ihm dadurch zu vielem Danke verpflichtet, dem ich auch an dieser Stelle Ausdruck geben möchte.

III. Normaler Verlauf der Eibildung.

Erste Voraussetzung einer Untersuchung vielleicht vorhandener Änderungen der Eibildung ist natürlich die genaue Kenntnis der normalen Vorgänge, wie sie durch die umfassenden Arbeiten Weismann's bekannt sind.

Danach entsteht das parthenogenetische „Sommerei" aus einer Gruppe von 4 Zellen, der Keimgruppe. Je 3 Zellen der Keimgruppe werden nach Beendigung des Eigenwachstums von der Eizelle resorbiert und diese wächst auf Kosten der aufgenommenen Nährzellen stark an, füllt sich mit Dottertröpfchen und macht die Reifeteilung durch.

Nach den Angaben Weismann's und Kühn's ist bis zum Augenblick der Resorption der Nährzellen kein Unterschied zwischen Ei und Nährzellen wahrnehmbar: „An den Zellen dieser jüngeren Gruppen von Keimzellen ist noch nichts von einer Differenzierung in Ei und Nährzellen zu sehen; alle haben noch gleiche Struktur und Größe" ... „Dann wächst die Eizelle stärker als die anderen

und speichert außerordentliche Mengen von Reservestoffen auf unter fortschreitender Rückbildung der Nährzellen" (Kühn, 1911).

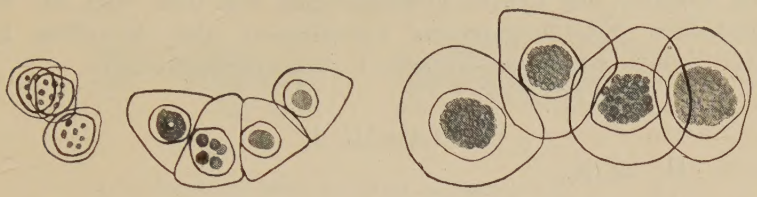
Weismann stellt nur fest, dass es stets die dritte Zelle der Keimgruppe (vom Keimlager aus gerechnet) ist, die sich zur Eizelle entwickelt. Da aber bei *Moina rect.* die Keimzellen „keineswegs bloß in einer Zeile liegen, sondern sich übereinander schieben und außerdem die Keimzellen eine größere Selbständigkeit der Form bewahren als z. B. bei *Daphnia*, so ist es oft, ja meistens, sehr schwer, die vier zusammengehörigen Zellen als Keimgruppen zu erkennen" (Weismann, Abhandlung 2), so dass P. F. Müller (1868) glaubte, „dass *Moina* in bezug auf die Sommereier von dem Eibildungsmodus der übrigen Cladoceren abweiche: „ex una modo cellula veri simile est eam exoriri" (Weismann, Abhandlung 2). „Auch bei den Kernen sieht man sich vergeblich nach einem Kennzeichen für die Eizellen um. Eine jede der großen, kugligen Kernblasen enthält schon in der jungen Keimzelle mehrere Nukleoli, zuerst nur 2—4, später aber, in dem Maße, als die Zelle heranwächst, immer zahlreichere, bis zu etwa 20" (Weismann, Abhandlung 2). „So verhält es sich bei den Kernen der Eizelle wie bei denen der Nährzelle. Erst die Abscheidung von Dotter lässt die Eizelle mit Sicherheit erkennen" (ebenda).

Die erwähnten Nukleoli sind in der Tat ganz gleichmäßig in den Keimzellen jugendlicher Ovarien und in dem als Keimlager bezeichneten unteren Abschnitte des Ovars vorhanden. Sie erscheinen im Leben als rundliche, stärker lichtbrechende Körperchen, die sich auf allen untersuchten Stadien bei Färbung mit Säurefuchsin-Methylgrün rein oxychromatisch verhalten und daher als echte Nukleolen angesehen werden dürfen. Sie liegen in den noch ganz gleichartigen jugendlichen Keimzellen, den Oogonien, zu je 6—8 etwa in einem Kern (Fig. I, *1*).

Erst mit dem Beginn der Wachstumsperiode erfolgt ein Zusammenschluss zu den von Weismann (s. o.) beschriebenen Keimgruppen, die allerdings in ihrer Zusammengehörigkeit schwer zu erkennen sein würden, wenn sich nicht neben dem bei *Moina rect.* wenig brauchbaren Merkmal der Lagerung der Keimzellen zueinander ein zweites Kennzeichen gefunden hätte, durch das nun auf diesem Stadium wenigstens Ei und Nährzelle gut voneinander unterschieden werden können. Man findet nämlich an Stelle der für die jungen Keimzellen beschriebenen, zahlreichen Nukleolen in jeweils drei Zellen einer Keimgruppe einen einzigen, größeren, runden Kernbinnenkörper, während die vierte Keimzelle, die Eizelle, weiterhin einen aus zahlreichen Einzelbläschen bestehenden Kernbinnenkörper, ähnlich dem der Oogonien, aufweist (Fig. I, *2*). Die so aus deutlich unterscheidbaren Ei- und Nährzellen bestehende Keimgruppe wächst

heran, bis nach Erreichung einer gewissen Größe der kompakte Nukleolus der Nährzelle zuerst in grobe, dann immer feinere Brocken zerfällt, bis schließlich in allen vier Keimzellen der Binnenkörper aus einem Haufen dicht gedrängter, kleiner Einzelkügelchen besteht (Fig. I, *3*).

Fig. I.



I, *1* I, *2* I, *3*

1: Junge Oogonien.
2: Erste Diff. Periode.
3: Keimzellen in der zweiten Wachstumsperiode.

Von diesem Augenblicke an bis zu dem Zeitpunkt, wo die Dotterabscheidung in der Eizelle auf Kosten der Nährzellen beginnt, kann man in der Tat, wie das Weismann und Kühn betont haben, beide Zellarten äußerlich nicht mehr voneinander unterscheiden. Sie machen gemeinsam noch ein beträchtliches Wachstum durch, dann beginnen die Nukleolen der Nährzellen sich zu vakuolisieren, zu zerfallen, der Kern nimmt unregelmäßige Formen an, wird kleiner, in der Eizelle bilden sich die zunächst farblosen Dottertröpfchen, während die Nährzellen schwinden, bis schließlich die fertige Eizelle, deren Kern unter dem Haufen farbigen Dotters fast verschwindet, die Reifungsteilung durchmacht und in den Brutraum übertritt.

Wir unterscheiden demnach im Verlaufe der Eibildung vier Perioden:

1. das Oogonienstadium der Keimzelle,
2. erste Wachstumsperiode: Ausbildung von Keimgruppen, in denen die Eizelle gegen die Nährzellen durch die Beschaffenheit des Nukleolus differenziert ist: Periode der ersten Differenzierung,
3. zweite Wachstumsperiode: Ei- und Nährzellen sind durch die Beschaffenheit des Nukleolus nicht mehr unterschieden,
4. die Eizelle differenziert sich gegenüber den allmählich schwindenden Nährzellen durch Ausbildung des Dotters und macht die Reifeteilung durch: Periode der zweiten Differenzierung.

IV. Änderungen der Eibildung im Verlaufe des Zyklus.

Die Untersuchungen von Papanicolau, Woltereck, v. Scharffenberg hatten ergeben, dass die Tendenz zur Bildung von befruchtungsbedürftigen Eiern mit der Zahl der Generationen und Würfe zunimmt. Es musste daher zunächst untersucht werden, ob im Verlaufe des Zyklus Abweichungen von dem eben als Norm dargestellten Eibildungsmodus vorkommen (der daraufhin beobachtete Zyklus ist in der Tabelle I zusammengestellt[1]).

Tabelle I.

H^0_0	22./X.	
H^1_1	26./X. 6 ♀	
H^2_1	31./X. 6 ♀	H^2_2 3./XI.
H^3_1	5./XI. 5 ♀ 1 ♀	$(H^2_2)^3_1$ 9./XI.
H^4_1	12./XI. (a) 2 ♀ 4 ♂ 17./XI. (b) 12 ♀	$(H^3_1)^4_2$ 19./XI. (b) 16 ♀
H^5_1	18./XI. (a) 6 ♀	$(H^4_2)^5_1$ 23./XI. 5 ♀ 1 ♀
		$(H^4_2)^6_1$ 28./XI. 3 ♀.

Hierbei ergab sich, dass die eben für das der ersten Generation und dem ersten Wurf angehörige Tier (H^1_1) gegebene Darstellung nicht allgemein für Angehörige anderer Generationen oder Würfe gilt.

Bei dem eben aus dem Winterei geschlüpften Tiere (H^0_0) wird im Stadium der ersten Differenzierung, wie wir es in der oben gegebenen Zusammenfassung genannt haben, ein Unterschied zwischen Ei und Nährzellen bei weitem nicht so deutlich, wie bei dem Tochtertier (H^1_1). Die Nährzellnukleolen sind hier nicht alle einheitlich, sondern zu 2—3 oder auch noch mehr gröberen Stücken

---

1) Die Bezeichnungen sind so zu verstehen, dass mit Buchstaben oder laufender Nummer die ganze, von einem Muttertier ausgehende Versuchsreihe charakterisiert wird. Der obere Index bezeichnet die Generationszahl, der untere die Zahl des Wurfes, dem das Tier angehört. Als erste Generation wurde die Tochtergeneration des aus dem Ephippium geschlüpften Tieres bezeichnet. Dieses selbst erhielt die oberen und unteren Indices „0". „♀" bedeutet, wie bei Papanicolau, „befruchtungsbedürftiges Weibchen".

aufgelockert oder zeigen, wenn sie einheitlich geblieben sind, unregelmäßige gelappte Formen. Jedenfalls weichen sie von der einfachen Kugelform ab und scheinen irgendwelche Oberflächenvergrößerung anzustreben (Fig. II, *1*). Das bleibt auch so, bis die zweite Wachstumsperiode erreicht wird, in der dann das Bild mit dem für H_1^1 Gegebenen übereinstimmend wird.

Fig. II.

II, *1* II, *2*

1: Keimgruppe eines normalen ex-Ephippio-♀.
2: Keimgruppe eines spät ausgeschlüpften ex-Ephippio-♀.

Auch in späteren Generationen und Würfen ist häufig der Unterschied zwischen Ei- und Nährzellen undeutlich oder gar nicht mehr zu erkennen. Doch während bei dem aus dem Ephippium schlüpfenden Tiere die Unterscheidung dadurch schwierig wurde, dass die Nährzellnukleolen denen der Eizelle ähnlich blieben, ist in den späteren Generationen das Umgekehrte der Fall: Der Eizellnukleolus bleibt wie der der Nährzellen in der ersten Wachstumsperiode kompakt (vgl. Fig. III). In der Tabelle II ist eine Zusammenstellung derjenigen Fälle gegeben, in denen ein solches Verhalten der Nukleolen im Verlaufe des Zyklus beobachtet wurde. Es ist daraus ohne weiteres ersichtlich, dass das in früheren Generationen nur bei Angehörigen späterer Würfe, bei späten Generationen bereits im ersten Wurfe der Fall ist.

Tabelle II.

Kompakte Eizellnukleolen wurden beobachtet	
in	nach dem
Generation	Wurf
M_0^0	—
M_1^1	3
M_1^2	2
M_1^3	2
M_2^1	2 (1)
M_1^5	1
$(M_2^4)_1^5$	1

Das gleiche veranschaulicht die folgende Übersicht über das Auftreten kompakter Nukleolen, wie ich sie aus meinen Protokollen zusammenstellte (Tabelle III).

Aus der Betrachtung dieser, wenn auch wenigen Vergleichsformen, geht hervor, dass für die Gestalt des Nukleolus das Alter des Tieres sowohl als das des Zyklus von Bedeutung ist, dass also im Eibildungsmodus des Einzeltieres mit zunehmendem Individualalter und mit zunehmendem Alter des Zyklus sich Differenzen ergeben, die in der Gestalt des Nukleolus ihren Ausdruck finden.

Tabelle III.

BT	Generation		Kompakter Eizell-nukleolus in Ovulation
113a	M_1^1	2 Ovulat. normal	3
193	M_0^0	4 „ „	5
155	M_1^2	2 „ „	3
188	—	1 männlicher Wurf	2
190	—	1 „ „	2
n III	—	1 Ovulat. normal	2 und 3
XX	M_1^5		1
„	$(M_2^4)_1^6$		1
„	$(M_2^4)_1^5$		2
„	$(M_2^1)_1^3$		2
XXXII	$(M_4^1)_1^2$		1

V. Einfluss der Ernährung und Temperatur.

Die Veränderungen der Eibildung bei Ernährungs- oder Temperaturänderungen wurden in der Weise untersucht, dass von zwei Geschwistertieren das eine unter normalen Verhältnissen, das andere unter abgeänderten Bedingungen aufgezogen, und der Zustand der Ovarien täglich verglichen wurde.

a) Wirkung des Hungers:

Von zwei Geschwistertieren der ersten Generation und des ersten Wurfes wurde das eine in gewohnter Weise mit grüner Algennahrung, das andere in reinem Leitungswasser, also ohne jede Spur von geformter Nahrung aufgezogen. Während das erste Tier einen völlig normalen Eibildungsverlauf zeigte und am 4. Tage nach der Geburt die Eier in den Brutraum übertraten, entwickelte sich das Hungertier erstens sehr langsam (es wuchs im Laufe von 6 Tagen von 0,55 auf 0,79 mm, während das gutgenährte Schwestertier in 4 Tagen von 0,55 auf 0,86 mm anwuchs) und zweitens waren vom 3. Tage an die Nukleolen aller Keimzellen, der Ei- sowohl als der Nährzellen kompakt geworden, ähnlich wie das oben schon für Tiere späterer Generationen geschildert worden ist. Sie behielten diese Form bis zum 6. Tage der Beobachtung, an dem etwas Nahrung zugesetzt wurde, um das Tier vor dem Eingehen zu bewahren. Hierauf wuchsen die Keimzellen bis zum 7. Beobachtungstage recht beträchtlich, die Nukleolen gelangten in der für die normale Entwicklung typischen Weise zur Auflösung, ver-

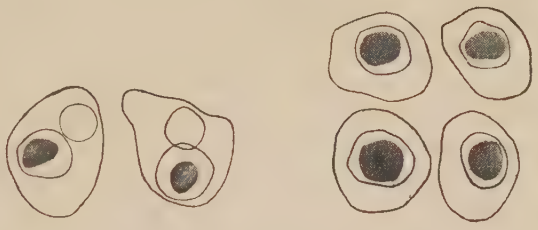
mochten aber offenbar diese nicht mehr durchzuführen, da am nächsten Tage sämtliche Keimgruppen im Ovar zerfallen waren.

Ebenso verlief die Reaktion auf Nahrungsentziehung in einem zweiten Falle, in dem 13 Geschwistertiere in reinem Leitungswasser gehalten wurden. Zwölf von ihnen gingen schon am 2. Tage wohl infolge des Nahrungsmangels ein; nur eins, das von Anfang an größer und kräftiger als die anderen gewesen war, entwickelte sich weiter. Dabei zeigten sich während der ersten 4 Hungertage die Eizellnukleolen noch bis zu gewissem Grade aufgelockert. Erst am 5. Tage trat die typische Hungerreaktion ein: der Nukleolus wurde ganz kompakt. Um die Entwicklung der Eier bis zum fertigen Tiere verfolgen zu können, wurde wieder etwas Nahrung zugesetzt, worauf die Keimgruppen kräftig wuchsen und die Nukleolen den für die zweite Wachstumsperiode charakteristischen Typus annahmen. Offenbar war aber auch hier das Tier zu sehr geschwächt, um die Fähigkeit zur Ausbildung eines Eisatzes wieder zu erlangen; die Keimgruppen gingen auch hier auf dem Stadium der Zellverschmelzung zugrunde.

b) Wirkung der Temperatur:

Ebenso wie bei Nahrungsreduktion wird der Eizellnukleolus bei Herabsetzung der Temperatur (12 ° C), während der ersten Wachstumsperiode einfach und kompakt; er lockert sich aber dann während der zweiten Wachstumsperiode auf und es gelangen, wenn auch sehr langsam, fertige Eier zur Ausbildung. Wird den in der Kälte aufgezogenen Tieren auch die Nahrung entzogen, so wird der kompakte Nukleolus nicht nur seiner Oberfläche, sondern auch seiner Masse nach erheblich reduziert. Das tritt besonders hervor, wenn man das in der Fig. III, *1* abgebildete Stadium mit dem auf Fig. III, *2* dargestellten vergleicht.

Fig. III.



III, *1* III, *2*

1: 1. Wachstumsperiode Hunger bei 12 ° C.
2: 1. „ „ „ 20 ° C.

Ich konnte während der zahlreichen analog verlaufenden Beobachtungen an solchen Kälte-Hunger-Tieren niemals beobachten, dass derartige Keimzellen, auch wenn später Nahrung zugesetzt wurde, sich weiter entwickelten. Sie sind, so weit ich entscheiden konnte, stets entwicklungsunfähig. Die ihrer Masse nach nicht ver-

kleinerten Nukleolen dagegen, wie wir sie bereits unter verschiedenen Verhältnissen auftreten sahen, bedingen nicht ohne weiteres ein Zugrundegehen der Keimgruppen. Sie sind, wenn man mit einem geringen Nahrungszusatz nachhilft, entwicklungsfähig. Das konnte ich vor allem auch an einer recht beträchtlichen Anzahl von Beobachtungen feststellen, die sich ihrem Wesen nach direkt an die Experimente mit hungernden Tieren angliedern:

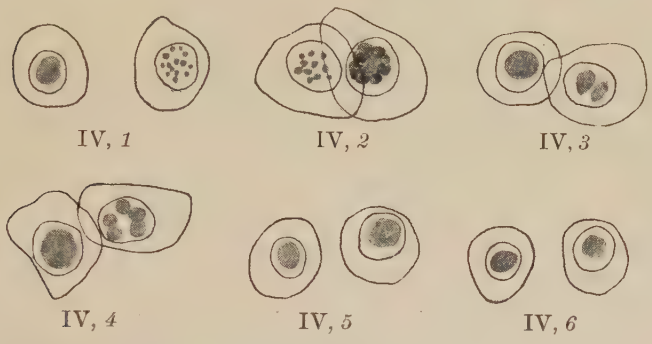
c) Einfluss der Prädisposition des Tieres.

Bei Untersuchung größeren Materials ließ sich feststellen, dass es einige Fälle gibt, bei denen auch ohne die im Experiment gestellten Bedingungen und ohne Beziehung zu Generations- und Wurfzahl die für Hunger charakteristischen Erscheinungen sich zeigten. Die betreffenden Tiere waren in der Regel schon von vornherein auch in ihrem somatischen Verhalten daran kenntlich, dass sie kleiner waren als die unter gleichen Kulturbedingungen gehaltenen Schwestertiere, dass der Fettkörper nur sehr spärlich oder gar nicht entwickelt war, und dass der Darm, wenn er überhaupt gefüllt war, in wenig lebhafter Tätigkeit zu sein schien. Es handelte sich also um Tiere, die von vornherein alle die Erscheinungen zeigten, die bei den oben geschilderten Hungertieren erst experimentell erzeugt werden mussten. Sie kommen, soviel ich beobachten konnte, in allen Generationen und Würfen, ohne Ausnahme vor. Bei der Untersuchung gemeinschaftlich aufgezogener Geschwistertiere wird man sehr häufig, fast möchte ich sagen in der Regel, einzelne Individuen treffen, die in der geschilderten Weise hinter den andern in der Entwicklung zurückstehen, die ohne Beziehung zum Milieu das Verhalten von Hungertieren zeigen. So befand sich von 3 im gleichen Glase befindlichen Geschwistertieren das eine noch in der ersten Wachstumsperiode und wies in sämtlichen Keimzellen den einfachen kompakten Nukleolus auf, indessen von den beiden anderen das eine bereits einen fertigen Wurf im Brutraum trug, das andere wohl entwickelte, kurz vor der Reife stehende Keimgruppen zeigte.

In einem andern Falle waren 5 Geschwistertiere im gleichen Glase der Kälte ausgesetzt. Es ist aus Fig. IV unmittelbar zu ersehen, wie verschieden diese 5 Tiere auf die Bewirkung von außen reagierten, und es geht aus den zu der Abbildung gemachten Angaben ohne weiteres hervor, dass der aus der Figur erkennbare Auflösungsgrad der Eizellnukleolen zu der Größe des Einzeltieres in Beziehung steht, dass ferner der Ausbildungsgrad des Fettkörpers — gut — mittel — oder mangelhaft — ebenfalls in direktem Verhältnis zu den beiden ersten Faktoren steht.

Gerade dieser letzte Umstand beweist, dass wir es hier mit einem, von Natur mangelhaft ausgestatteten Tiere zu tun haben: Beruhte die Kleinheit der Tiere auf nichts anderem als etwa einer individuellen Größendifferenz, wie sie überall im ganzen Organismenreich vorkommen, so müssten wir erwarten, dass der Ausbildungsgrad des Fettkörpers von dem der Schwestertiere gar nicht unterschieden, im Gegenteil eher stärker als schwächer entwickelt wäre, da ja ein kräftiges Wachstum sicherlich dazu beiträgt, auch den

Fig. IV.



IV, *1* IV, *2* IV, *3*

IV, *4* IV, *5* IV, *6*

1: Ausgangsmaterial 0,61 mm Länge.

Nach eintägiger Kältewirkung bei 12° C:

2: 0,64 mm Länge. Fettkörper gut entwickelt.
3: 0,63 „ „ „ mittelgut entwickelt.
4: 0,61 „ „ „ „ „ „
5: 0,57 „ „ „ fast völlig verschwunden.
6: 0,55 „ „ „ „ „ „

Abbau des Fettkörpers zu beschleunigen, so dass rascher gewachsene Tiere auch einen stärkeren Verbrauch der Reservenahrug erkennen lassen würden. Die mangelhafte Ausbildung des Fettkörpers der im Wachstum zurückgebliebenen Tiere lässt also erst den Schluss zu, dass es die von Natur schlechtere Lebenslage des Tieres ist, auf die wir erstens seine Kleinheit und zweitens das Verhalten der Nukleolen zurückführen müssen. Auch der Zustand des Darmes lässt meistens einen direkten Schluss auf den allgemeinen Kräftezustand des Tieres zu. Alle erstgenannten Momente sind meist mit einer quantitativ oder qualitativ mangelhaften Ernährung verknüpft, die aber nicht, wie die oben angeführten Beispiele gezeigt haben, in dem Zustand und der Menge der gebotenen Nahrung ihre Ursache haben, sondern offenbar in der herabgesetzten Vitalität des Tieres. Besonders auffallend wurde das an Beobachtungen von mangelhaft ausgestatteten Tieren, die ich anfangs hauptsächlich in 12° und 15° C, dann auch gelegentlich bei höheren Temperaturen machen konnte. Die grüne Algennahrung hatte offenbar

den größten Teil des Darmtraktes unverdaut passiert und lag nun in der Biegung des Enddarms gestaut, wo sie auch offenbar nicht mehr verdaut werden konnte, wie an der völlig unveränderten Konsistenz der kleinen Algen ersichtlich war. Nach Biedermann (Winterstein's Handbuch der Physiologie, Bd. II, Teil 7) findet ja auch der eigentliche Verdauungsprozess ausschließlich im Mitteldarme der Cladoceren statt.

Dass die Keimzellen aller derartiger Tiere dieselben Erscheinungen zeigten, die auch durch direkte Nahrungsentziehung hervorgerufen werden, ist nach allem, was eben gesagt wurde, selbstverständlich.

Andererseits kann es auch wieder die günstigere Gesamtverfassung des Tieres sein, die es in seinen Reaktionen von den Geschwistertieren unterscheidet. Das zeigt das Tier, von dem schon oben gelegentlich der Hungerwirkungen die Rede war, und das als einziges von 13 Schwestertieren die extremen Hungerbedingungen zu ertragen vermochte. Dieses Tier war, was Größe, Zustand des Fettkörpers u. s. w. betrifft, von vornherein allen Schwestern sichtlich überlegen und aus diesem Vorsprung, dessen Ursachen natürlich unkontrollierbar sind, erklärt es sich wohl, dass es sich in seiner Widerstandsfähigkeit gegen das ungünstige Milieu so auffallend von seinen Schwestern unterschied.

Wenn es durch derartige Beobachtungen anfangs scheinen musste, als ob die Unterscheidung von Hunger-Kältenukleolen einerseits und normalen Nukleolen andererseits eine ganz willkürliche sei, da ja auch in „Normalkulturen" derartige Bildungen auftraten, so erwies sich im Gegenteil mit der Erkenntnis, dass es sich hier um Formen handelt, die von Natur schwach sind, diese Unterscheidung als durchaus gesetzmäßig und begründet.

Von Interesse ist vielleicht die Beobachtung, dass derartige Formen sich bereits unter den aus dem Ephippium stammenden Tieren finden. Leichte Unterschiede im Ausbildungsgrad des Fettkörpers, gepaart mit Größendifferenzen, weisen auch hier schon auf Individualdifferenzen hin, die in dem völligen Mangel des sonst bei M_0-Tieren besonders stark entwickelten Fettkörpers ihren äußersten Grad erreichen. Überflüssig zu sagen, dass bei solchen Tieren sämtliche Nukleolen das typische Aussehen des Hungernukleolus bekommen (vgl. Fig. II, 2). „Verdauungsstörungen" können bei solchen Tieren, die eben erst aus dem Ephippium kommen, unfraglich nicht für die Schwächeerscheinungen verantwortlich gemacht werden. Dagegen zeigt es sich, dass, soweit ich beobachten konnte, alle diese Tiere erst erheblich später in der Kultur auftraten, als die normal sich verhaltenden Tiere. Im Thermostaten von 24° C finden sich gewöhnlich die ersten ausgeschlüpften Tiere vereinzelt bereits nach

4 Tagen; am 6. oder 7. Tage steigt dann die Zahl außerordentlich, das Maximum kann wohl auch noch bis zum 10. Tage anhalten, dann sinkt die Frequenz aber ebenso rapide wie sie gestiegen war, und wieder treten nur ganz vereinzelte Individuen in dem Glase auf. 5 Wochen nach dem Ansetzen der Ephippien fand ich noch eben ausgeschlüpfte Tiere in dem stets sorgfältig beobachteten Glase vor. Und eben diese Spätlinge, etwa von der 2. Woche nach dem Ansetzen an, waren es, die sich durchweg als mangelhaft ausgestattet erwiesen.

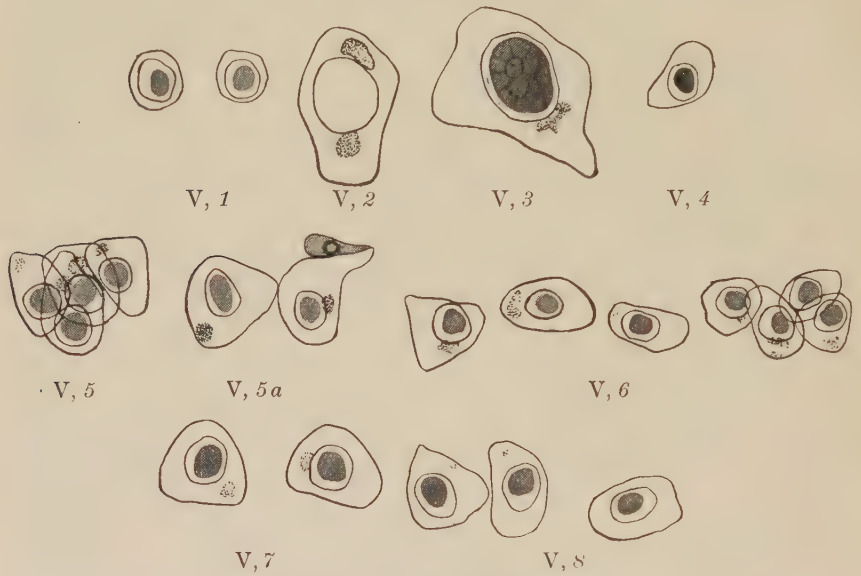
Es ist nicht ganz unwichtig, das Vorkommen solcher Individualdifferenzen zu betonen. Denn sicherlich lassen sich manche Widersprüche in den experimentellen Resultaten, viele zunächst unverständliche Reaktionen auf derartige primäre Unterschiede bei Geschwistertieren zurückführen. Es ist klar, dass es auch für den Verlauf des Zyklus von Bedeutung sein muss, welchem Typus das ursprüngliche Ausgangstier angehört und dass hier eine Nichtbeachtung der vorliegenden Verhältnisse experimentelle Resultate ebenso verwirren kann, wie die Versuche mit Geschwistertieren, die auf ihren Gesamtzustand nicht vorher untersucht wurden. Zumindest muss man daraus die Forderung ableiten, bei allen Experimenten das Versuchsmaterial unter allen Umständen genau zu prüfen, wenn man zu gültigen Resultaten aus wirklich vergleichbaren Versuchsreihen kommen will. Ein Blick in die Tabellen der bisherigen experimentellen Untersuchungen genügt, um zu zeigen, dass wir hier beträchtliche Schwankungen beobachten können, wie sie dem biologischen Experiment im Gegensatz zum physikalisch-chemischen eigentümlich sind. Genau genommen sind eben die Versuchsbedingungen im biologischen Experiment nie ganz gleich, jedes Versuchstier bringt seinen eigenen Bedingungskomplex mit und nur durch eine sehr große Zahl von Experimenten oder aber möglichst sorgfältige Prüfung des Ausgangsmaterials ist es möglich, die Fehlergrenzen einzuschränken.

d) Intravitale Färbung mit Neutralrot.

In Ergänzung der vorstehenden Mitteilungen seien noch kurz die Beobachtungen wiedergegeben, die ich an intravital gefärbtem Material machen konnte (Fig. V). Bei intravitaler Färbung mit Neutralrot (es wurde nach den Fischel'schen Angaben eine sehr schwache weingelbe Lösung verwendet), die ich in der Absicht ausführte, etwas über die Natur des von Weismann beschriebenen „blasigen Epithelgewebes" im Ovar zu erfahren, fiel auf, dass auf einem bestimmten, recht frühen Wachstumsstadium des Ovars in allen Keimzellen ein scharf umschriebener Plasmabezirk, anfangs nur schwach, dann aber immer stärker den Farbstoff speichert. Diese Bildung hält an bis zu dem Augenblick, in dem das Eigen-

wachstum der Keimzellen aufhört. Von dem Zeitpunkte an, wo das Wachstum der Eizellen nur noch auf Kosten der Nährzellen geschieht, also am Ende der zweiten Wachstumsperiode, ließ sich keine intravitale Färbung mehr im Ovar erzielen.

Fig. V [1]).



1—5 Eientwicklung bei Neutralrotzusatz.
1; 24./I. Noch ungefärbt.
2 u. *3*; 25./I., 26./I. Während des Wachstums starke Färbbarkeit.
4; 27./I. Junge Oocyten der 2. Eibildung (Eizellnukleolus kompakt).
5; 28./I. Wiederum mit beginnendem Wachstum starke Färbbarkeit (bei *5* a eine der Keimzelle anliegende Drüsenzelle).
6—8 Ebenfalls Entwicklung unter Einwirkung von Neutralrot.
6 u. *7*; 20./I., 21./I. In der wachsenden Keimzelle wird Neutralrot gespeichert.
8; 22./I. In der geschädigten, nicht weiter wachsenden Keimzelle verschwindet die Färbung.

Fig. V, *1* bis *8* stellen diese Verhältnisse für zwei Einzelfälle, zwei Geschwistertiere, dar, von denen das eine (*1—5*) bis zur Ablage des ersten Wurfes und Ausbildung des zweiten Eisatzes beobachtet werden konnte, während das andere (*6—8*) gar nicht zur Ausbildung eines Wurfes gelangte und nach dreitägiger Beobachtung einging. Es handelte sich also im zweiten Falle um eine Schwächeform, was auch in der relativ geringen Wachstumsgröße zum Ausdruck kommt. Während das eine Tier innerhalb 3 Tagen von 0,66 auf 0,77 mm heranwuchs, wuchs das schwächere Schwestertier nur von 0,65 auf 0,67 mm. Dementsprechend war bei dem letzteren Tier der Fettkörper schlecht entwickelt, der Darm mangelhaft gefüllt und, wie

1) Die intravital gefärbten Plasmabezirke sind in der Abbildung schwarz wiedergegeben.

aus der Fig. V, *6* hervorgeht, von Anfang an der Eizellnukleolus kompakt. Bei dem kräftigen Tiere wurde der Eizellnukleolus ebenfalls, jedoch erst bei der zweiten Eibildung, kompakt. Hieraus lässt sich wohl schließen, dass das Neutralrot in ähnlicher Weise schädigend wirkt, wie die vorher besprochenen Faktoren.

Gleichzeitig zeigt dieses Experiment, wie eng das Auftreten des kompakten Nukleolus mit Wachstumshemmungen zusammenhängt. Die Neutralrotfärbung hält, wie wir oben gesehen haben, und wie es in Fig. V, *1—5a* dargestellt ist, während der ganzen Wachstumsperiode des Eies an, bis zu dem Augenblick, wo das selbständige Wachstum des Eies aufhört. Im Gegensatz hierzu zeigen die in Fig. V, *6—8* abgebildeten Keimzellen des schwächeren Tieres die Neutralrotfärbung überhaupt nur sehr schwach, und wir sehen sie auf einem Stadium verschwinden, wo das normale Keimzellenwachstum noch lange nicht beendet sein sollte. Das stimmt nun genau mit der Tatsache überein, dass das Wachstum dieses Tieres, wie oben erwähnt, während der Beobachtung ganz gering war, und dass auch die Keimzellen in der gleichen Zeit, in der das Schwestertier seinen ersten Wurf ausbildete, kaum sichtbar wuchsen, wie die Abbildung V, *6—8* zeigt. Wir können daraus also schließen, dass die Fähigkeit, intra vitam Farbstoffe zu speichern, eine Eigentümlichkeit des wachsenden Eies ist, wobei es offen bleiben muss, ob die gefärbten Plasmabezirke Stoffwechselendprodukte oder im Gegenteil eine Art Reservestoffspeicher oder was sonst sie darstellen. Bleibt die Neutralrotfärbung in der Periode aus, in der normalerweise das Ei wächst, so ist als ein Zeichen dafür anzusehen, dass die Zelle ihre Stoffwechseltätigkeit eingestellt oder wenigstens stark vermindert hat. Die geringe Färbbarkeit mit Neutralrot ist daher in dem in Fig. V, *6—8* dargestellten Falle ein weiterer Beweis dafür, dass Wachstumshemmungen und das Auftreten des kompakten Nukleolus eng miteinander verknüpft sind.

Es würde zu falschen Vorstellungen führen, wollte man die oben geschilderten Vorgänge als unabänderliche, stets das gleiche Bild ergebende Geschehnisse ansehen. Ich habe oben schon betont, dass das biologische Experiment eine sehr große Mannigfaltigkeit von Versuchsbedingungen bietet, denen eine große Mannigfaltigkeit von Reaktionen entspricht. So ist es klar, dass die Anwendung gleicher Faktoren keineswegs immer zu den gleichen Resultaten führt. Bei einer Schwächeform wird Verschlechterung des Milieus die Gestalt des Nukleolus anders beeinflussen, als bei einem von Natur gut veranlagten Tier. Bei dem einen Tier geht die Veränderung sehr rasch, bei dem anderen sehr langsam von statten, oder führt wohl auch gar nicht zu der Endform des kompakten Nukleolus. Da der von außen wirkende Faktor stets der gleiche ist, so müssen derartige vermittelnde Formen als Resultat

des Zusammenwirkens von konstantem Außenfaktor und variablem Innenfaktor gewertet werden. Sie spiegeln getreu den jeweiligen physiologischen Gesamtzustand des Tieres wieder und lassen sich natürlich in beliebiger Anzahl zwischen die beiden Endpunkte der Reihe der Eizellnukleolenformen einordnen. Auch an die oben erwähnte Tatsache, dass die Nährzellnukleolen der ex-Ephippio-Weibchen, deren Ausstattung vom Dauerei her besonders gut ist, eine relativ starke Oberflächenvergrößerung erfahren, möge in diesem Zusammenhange noch einmal erinnert werden.

Demnach haben wir, wenn wir ein vollständiges Bild der bisher mitgeteilten Beobachtungen gewinnen wollen, folgende Tatsachen im Auge zu behalten:

Während einer bestimmten Wachstumsperiode unterscheidet sich der Eizellnukleolus durch beträchtliche Oberflächenvergrößerung von den Nährzellnukleolen.

Dieser Unterschied kann verwischt werden, nach der einen Seite hin durch Oberflächenvergrößerung der Nährzellnukleolen, nach der anderen Seite hin durch Oberflächenverkleinerung des Eizellnukleolus.

Diese Verkleinerung kann ein Maximum annehmen, das zur Entwicklungsunfähigkeit führt. Zwischen diesem Typus und dem normalen Typus bestehen alle Übergangsformen.

Als Korrelat dieser Erscheinungen und wahrscheinlich in ursächlichem Zusammenhange mit ihnen erkannten wir die Intensität des Stoffwechsels:

1. Die Oberflächenvergrößerung der Nährzellnukleolen fand sich nur bei besonders gut ausgestatteten Tieren, vor allem bei denen, die dem Ephippium entschlüpft waren.
2. Die Oberflächenverkleinerung des Eizellnukleolus ließ sich unter den verschiedensten Verhältnissen konstatieren, die einer Herabsetzung der Stoffwechselintensität entsprechen. Das waren:
   a) Alter des Tieres,
   b) Alter des Zyklus,
   c) Hunger,
   d) Kälte,
   e) mangelhafte, vielleicht pathologische Prädisposition des Tieres, wie sie sich etwa in abnorm langer Entwicklungsdauer im Ephippium äußert,
   f) Schädigungen auf chemischem Wege, wie sie vielleicht in der Einwirkung von Neutralrot gegeben sind.

Erinnern wir uns nun der Ausgangsfragestellung, „welche morphologischen Veränderungen im Verlauf der Eibildung lassen sich mit der Tendenzänderung des Zyklus, mit dem allmählichen Übergang von ein- zu zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in Verbindung

bringen?“, so fällt zunächst auf, dass die vier, die Veränderungen des Nukleolus bedingenden Punkte a—d genau dieselben sind, die sich im Experiment als geschlechtsbestimmend, besser als bestimmend für das Auftreten der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung erwiesen haben. Es würde also sehr nahe liegen, das Auftreten kompakter Nukleolen als Charakteristikum für den Übergang der Tiere zur Bisexualität zu betrachten. Freilich können wir nicht erwarten, aus allen Keimgruppen mit kompakten Einukleolus Sexualtiere hervorgehen zu sehen. So wenig wie im Experiment das Auftreten von Sexualtieren obligatorisch an verschlechterte Existenzbedingungen geknüpft ist, ebensowenig werden die kompakten Nukleolen, die wir als Begleiterscheinung verschlechterter Existenzbedingungen kennen gelernt haben, als Merkmale sexuparer Weibchen anzusehen sein. Wir können bisher nur konstatieren, dass die Phänomene am Nukleolus mit den Erscheinungen parallel gehen, die für die Sexualtendenzänderung als Ursache verantwortlich gemacht worden sind.

Im folgenden Kapitel wird eine Reihe von Erscheinungen zu besprechen sein, die vielleicht geeignet sind, den Parallelismus der Sexualtendenzänderung und der Nukleolenform noch deutlicher zu erweisen.

VI. Bildung des Dauereis.

Die Bildung des befruchtungsbedürftigen Dauereis stellt den Endpunkt einer Reihe dar, als deren Ausgangspunkt der normale Eibildungsmodus im Sinne der anfangs gegebenen Darstellung zu betrachten ist. Wir müssen uns daher, um Übergangsformen richtig einreihen zu können, mit den Eigentümlichkeiten des Dauereibildungsprozesses beschäftigen. Auch hier sind wir über die fundamentalen Tatsachen durch Weismann unterrichtet, der feststellte, dass die Bildung eines Dauereis durch die Resorption einer großen Anzahl von Keimgruppen (den sogen. sekundären Nährzellen, im Gegensatz zu den drei primären, die auch in der Sommereibildung zu jeder Eizelle gehören) erfolgt. Bekannt ist ferner, dass die Dauereikeimgruppe bei einer großen Zahl von Cladoceren stets nur an einer bestimmten Stelle des Ovars sich bildet. Sie folgt unmittelbar auf das Keimlager und ist an ihrer die übrigen Keimgruppen übertreffenden Größe und an der Abscheidung des typischen Dauerdotters erkennbar.

Auch bei *Moina rect.* findet man die Dauereikeimgruppe stets an dieser Stelle, und es ließ sich feststellen, dass sie sich schon in ihrer ersten Anlage an drei Merkmalen von den übrigen Keimgruppen unterscheiden lässt (Fig. VI).

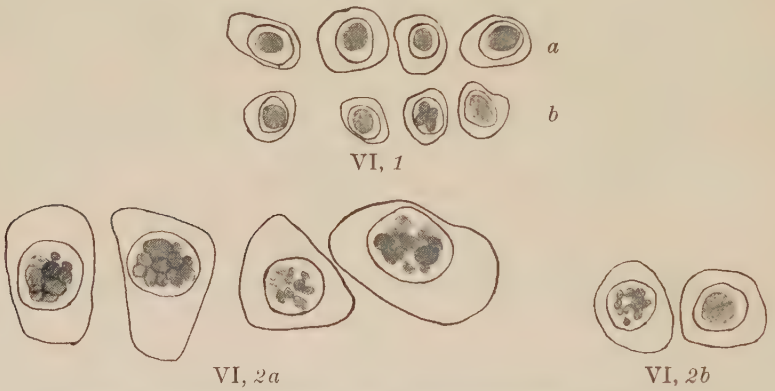
Erstens ist sie von dem Zeitpunkt ab, auf dem überhaupt Keimgruppen unterschieden werden können, obwohl sie ihrer Lage

nach als jüngste Keimgruppe betrachtet werden muss, wie schon erwähnt, sichtlich größer als die Schwesterkeimgruppen (vgl. VI*a* u. *b*).

Zweitens zeigten sämtliche Nukleolen den kompakten Typus im Gegensatz zu den sekundären Nährzellkeimgruppen, die wie gewöhnlich während der ersten Wachstumsperiode mit drei kompakten und einem aufgelösten Nukleolus ausgestattet sind. Abweichungen des Dauereinukleolus von der völlig kompakten Form waren stets sehr unbedeutend und äußerten sich meist nur im Auftreten der gelappten oder sonstwie unregelmäßigen Form des Nukleolus; höchstens aus zwei Stücken bestehende Nukleolen wurden beobachtet.

Drittens: Regelmäßig war die Eizelle und ebenso Eizellkern und Eizellnukleolus erheblich kleiner als die Nährzellen und ihre Bestandteile[2]).

Fig. VI.



VI, *1*

VI, *2a* VI, *2b*

1: Junge Dauereikeimgruppe. *a* Dauereikeimgruppe, *b* Nährzellen.
2: Ältere Dauereikeimgruppe. *a* und *b* wie oben.

Bis zu einem gewissen Zeitpunkt bestehen die Größenverhältnisse zwischen Dauereikeimgruppe und sekundären Nährzellkeimgruppen einerseits, zwischen Eizellen und primären Nährzellen andererseits, in der beschriebenen Weise weiter, bis schließlich primäre und sekundäre Nährzellen resorbiert werden, der Eizellkern die Kerne der Nährzellen stark überwächst, und in der Eizelle der Dauerdotter abgelagert wird.

Die Nukleolen aller vier Keimzellen bestehen um diese Zeit, ebenso wie in der entsprechenden Periode der Sommereibildung (zweite Wachstumsperiode), aus vielen kleinen gehäuften Einzelkügelchen (Fig. VI, *2*).

Von den drei oben angeführten konstanten Merkmalen der frühen Dauereianlage ist uns das eine, die kompakte Beschaffen-

2) Dieses Charakteristikum der Dauereikeimgruppe lässt sich bereits auf einer von Spengel angefertigten Zeichnung der Dauereibildung bei Evadne erkennen, die in der Weismann'schen Abhandlung VII, Tafel X, Fig. 23, veröffentlicht ist.

heit aller Nukleolen, eine aus dem ersten Teile der Untersuchungen wohlbekannte Erscheinung. Wir hatten schon dort auf die auffällige Korrelation der Nukleolenform und der Sexualtendenzänderung bei verschlechterten Existenzbedingungen hingewiesen. Das konstante Auftreten des kompakten Nukleolus in der Dauereikeimgruppe legt den Gedanken an eine derartige Beziehung wiederum recht nahe. Gerade bei *Moina rect.* ist auch die Möglichkeit einer Kontrolle eines derartigen Zusammenhanges gegeben.

Bekanntlich bildet *Moina rect.* im Gegensatz zu den meisten anderen Cladocerengattungen nur in einem Ovar ein Dauerei aus, das in das einkammerige Ephippium übertritt. Es gibt vereinzelte Fälle, in denen in beiden Ovarien gleichzeitig Dauereikeimgruppen auftreten, von denen aber entweder die eine rückgebildet, oder aber, wenn sie etwa hinter der anderen im Wachstum zurückblieb, bald nach dem ersten Dauerei abgelegt werden kann. Im allgemeinen aber wird man, wenn in dem einen Ovar ein Dauerei angelegt wird, das Ovar der anderen Seite immer in Sommereibildung treffen. Ist nun der Umschlag in der Sexualtendenz tatsächlich mit der Veränderung der Nukleolen verknüpft, so wird man erwarten müssen, dass die Nukleolen der Eier die in dem nicht Wintereier bildenden Ovar sich ausbilden, in den kritischen Stadien einheitlich und kompakt bleiben. Meine diesbezüglichen Beobachtungen ergaben nun in der Tat in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (80%) das erwartete Resultat, so dass die oben erschlossene Beziehung zwischen Bisexualität und Nukleolenform von dieser Seite her als gestützt betrachtet werden kann.

Wenn in einzelnen Fällen statt dessen auch Keimzellen mit typischen, d. h. multinukleonären Eizellen beobachtet wurden, so wird das zwar die Gültigkeit des Satzes, sofern sie auf diese Bestätigung gestützt ist, einschränken, braucht sie aber nicht aufzuheben, wenn man bedenkt, welche große Menge von nicht immer kontrollierbaren Faktoren mit der Änderung des Nukleolencharakters verknüpft sind. Jedenfalls ist auch hier das gleichzeitige Auftreten von Gamogenese und kompakter Eizellnukleolenform auffallend und erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass beide Erscheinungen von einem und demselben Faktor verursacht werden, dass das Auftreten kompakter Nukleolen in der Tat der morphologische Ausdruck der physiologischen Veränderungen ist, die schließlich zum Auftreten von dauereibildenden Weibchen führen.

Die Wahrscheinlichkeit eines derartigen Zusammenhanges wird noch erhöht, wenn wir nun auch die beiden anderen Punkte unserer Charakteristik der Dauereikeimgruppen mit in den Kreis der Betrachtungen ziehen. Wenn zwischen der Bildungsweise des befruchtungsbedürftigen Eies und dem so sehr viel einfacheren Bildungsmodus der parthenogenetischen Eier eine kontinuierliche Reihe

von Übergängen existiert, wie das die Beschaffenheit der Nukleolen wahrscheinlich macht, dann müssen wir erwarten, dass auch für die beiden anderen Merkmale der Dauereikeimgruppe — das Kleinbleiben der Eizelle und den Größenunterschied zwischen der Dauerei- und den anderen Keimgruppen — Übergangsformen zu der Bildung des parthenogenetischen Eies bestehen. Und in der Tat finden sich auch im Verlaufe der Sommereibildung Keimgruppen, bei denen Eizelle und Eikern kleiner sind als die Nährzellen und ihre Kerne, Keimgruppen, die ihrem Baue nach genau wie Dauereikeimgruppen aussehen, sich aber dennoch parthenogenetisch entwickeln. Eine solche dauereiähnliche Keimgruppe stellt Fig. VII dar.

Fig. VII.

VII, *1* VII, *2*

1 Dauereiähnliche Kgr. *2* Zugehörige normale Kgr.

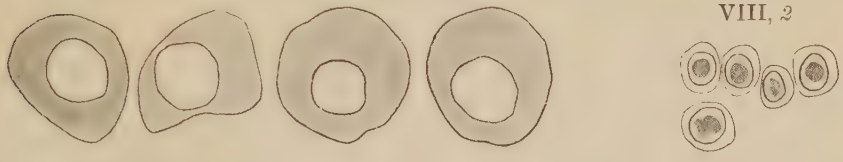
Die Größendifferenz zwischen der Eizelle und den Nährzellen war bis zum vierten Tage deutlich, dann begann die Abscheidung des lilafarbenen Eidotters. Leider konnte das weitere Schicksal der Eier nicht verfolgt werden, da das Muttertier starb, ehe das Geschlecht der Embryonen im Brutraum erkannt werden konnte. Doch geben uns andere Beobachtungen über diesen Punkt Aufschluss: Das Beobachtungstier 248 zeigte zwischen mehreren normalen eine Keimgruppe, deren Eikern und Zelle kleiner geblieben war als die der dazu gehörenden Nährzellen. Nach Ablagerung der Eier in den Brutraum ließ sich nun deutlich erkennen, dass der Eisatz aus fünf größeren und einem sehr kleinen Ei bestand, das mit sehr großer Wahrscheinlichkeit als Produkt der dauereiartigen Keimgruppe betrachtet werden kann. Da auch dieses Tier vor Beendigung der Embryonalentwicklung starb, konnte auch hier noch keine Sicherheit über die Bedeutung der dauereiähnlichen Keimgruppe für das Geschlecht der Nachkommen gewonnen werden. Immerhin war deutlich sichtbar, dass während der ganzen Entwicklungsdauer einer der Embryonen wesentlich kleiner blieb als die Schwestertiere.

Gewissheit über das Schicksal der abweichend gebauten Keimgruppe gaben folgende Beobachtungen: In einem Ovar lagen zwei normale Keimgruppen, im andern fand sich neben einer Normalkeimgruppe eine dauereiähnliche Keimgruppe. Der Wurf des betreffenden Tieres bestand aus vier Weibchen, von denen drei normale junge Keimgruppen ausbildeten, eins dagegen eine typische

Dauereikeimgruppe zeigte. Es ist also in diesem wie in allen anderen entsprechenden Fällen, aus der dauereiähnlichen Keimgruppe der Mutter ein befruchtungsbedürftiges Tochtertier hervorgegangen.

Eine Ausnahme von diesem, wie ich glaube, typischem Schicksale der dauereiähnlichen Keimgruppe schien anfangs die Embryonalentwicklung des Beobachtungstieres 193 a (Fig. VIII) zu machen. Aus zwei dauereiähnlichen Keimgruppen (Fig. VIII, *1*) waren zwei Weibchen hervorgegangen, die ich, da sie die Dauereikeimgruppen zeigten, für befruchtungsbedürftige Weibchen hielt. Am nächsten Beobachtungstage war jedoch die Dauereikeimgruppe nicht mehr zu erkennen, und die Bedeutung der dauereiähnlichen Keimgruppe war damit wieder in Frage gestellt.

Fig. VIII.



1: Dauereiähnliche Keimgruppe. *2*: Dauereiähnliche Keimgruppe des aus dieser entstandenen Tochtertieres. Sie gelangt nicht zur typischen Weiterentwicklung, weil sie kleiner ist als die vor ihr liegenden sekundären Nährzellen (*2 a*).

Man muss den letzten Punkt der Charakteristik der Dauereikeimgruppe berücksichtigen, wenn man diesen Widerspruch lösen und den Zusammenhang der besprochenen Tatsachen herstellen will.

Die erste Bedingung für die Ausbildung des Dauereis war, wie wir oben gesehen haben, die, dass die Dauereikeimgruppe größer ist als die sekundären Nährgruppen, wie das auch in Fig. VI zum Ausdruck kommt. Vergleichen wir dagegen die in Fig. VII abgebildete dauereiähnliche und die vor ihr liegende normale Keimgruppe, so sehen wir zwischen beiden keinen derartigen großen Unterschied. Die dauereiähnliche Keimgruppe ist entweder ebenso groß wie die vor ihr liegenden Keimgruppen (Fig. VII), oder sie ist — und das ist in dem letzten Beispiele Fig. VIII, *2* der Fall — kleiner als diese. Wenn wir sehen, dass in dem ersten Fall Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Eiern entstehen, im anderen Falle die dauereiähnliche Keimgruppe rückgebildet wird (wie das tatsächlich jedesmal der Fall war, wenn die dauereiähnliche Keimgruppe kleiner war als die vor ihr liegende Keimgruppe), so muss es als wahrscheinlich angesehen werden, dass die betrachteten Tatsachen in folgender Weise sich verknüpfen lassen:

1. Unter den oben aufgezählten Bedingungen, die zur Verschlechterung des Milieus und damit zur Herabsetzung der

Stoffwechselintensität beitragen, wird der Eizellnukleolus kompakt, während er unter günstigen Verhältnissen aus mehreren Einzelstücken zusammengesetzt ist.

2. Bleibt außerdem der Eizellnukleolus sowie der Eizellkern und die Eizelle selbst kleiner als die Nährzellen und ihre entsprechenden Teile, so erhalten wir die dauereiähnliche Keimgruppe, zu deren Entwicklung drei Möglichkeiten sich bieten:
   a) sie bleibt kleiner als die übrigen Keimgruppen, dann ist sie durch ihre spätere Entwicklung nicht mehr besonders gekennzeichnet (Fig. VIII, *2*),
   b) sie ist ebenso groß, dann entsteht aus ihr ein kleines, nicht befruchtungsbedürftiges Ei, das sich in der Regel zu einem befruchtungsbedürftigen Weibchen entwickelt,
   c) sie ist größer als die Nährzellkeimgruppen; dann bildet sich die regelrechte Dauerkeimgruppe aus.

Freilich wird nur noch eine größere Zahl von diesem Gesichtspunkte aus gemachter Beobachtungen darüber entscheiden können, inwieweit diesen Überlegungen allgemeine Gültigkeit zukommt, ob die einzelnen hier erwähnten Fälle als typische Vertreter der oben mitgeteilten Entwicklungsvorgänge anzusehen sind, welche Zwischenformen sich finden lassen, oder ob nicht überhaupt noch schärfer charakterisierbare Grenztypen zu finden sind. Vor allem aber wird es nötig sein, die Entwicklung der männlich determinierten Eier von Anfang an zu verfolgen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ähnliche Erscheinungen dabei eine Rolle spielen, wie bei der Ausbildung eines Dauerweibchens. Meine Bemühungen, den Vorgang von diesem Gesichtspunkte aus zu verfolgen, hatten bisher leider ein durchaus negatives Ergebnis. Ich kann nur darauf hinweisen, dass ich bei der Beobachtung solcher Weibchen, die bereits einen männlichen Wurf hinter sich hatten (auf den aber in meinen sämtlichen Beobachtungsreihen zufällig ein parthenogenetisch-weiblicher folgte), in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei der im Ovar befindlichen zweiten Ovulation kompakte Nukleolen vorfand. Zweitens ist bei solchen Weibchen die ihrer Genealogie nach mit einiger Wahrscheinlichkeit als Männchen gebärende zu betrachten waren, sehr häufig ein kleiner, länglicher und offenbar sehr flacher Eizellkern beobachtet worden, so dass es den Anschein hat, als sei vielleicht eine derartige Form mit der Ausbildung eines männlich determinierten Eies verknüpft. Die Entscheidung hierüber muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Es liegt sehr nahe, die oben beschriebene Form der dauereiähnlichen Keimgruppen mit der „Abortiv-Dauereikeimgruppe“ in Beziehung zu setzen, die bereits Lubbock beobachtete, und die dann Weismann als „schwerwiegenden Beweis“ für die Richtig-

keit seiner Theorie von der Entstehung der zyklischen Fortpflanzung der Cladoceren heranzog, ein Beweis, der durch die statistischen Beobachtungen von Scharffenberg's illusorisch gemacht wurde. Es scheint allerdings, als ob die Abortiv-Dauereikeimgruppe (abgekürzt Akgr.) dieselben Eigentümlichkeiten besäße wie die dauereiähnliche Keimgruppe. Bei *Daphnia pulex* „charakterisiert sie sich einmal durch ihre Lage weit hinten am Ventralrand des Eierstocks, dann durch bedeutendere Größe als die vor ihr gelegenen Keimgruppen und schließlich durch die gegenseitige Lagerung ihrer Zellen, von welchen die dreieckige Eizelle stets ventral liegt, mit der Hypotenuse ventralwärts, während auf den beiden Katheten die drei Nährzellen aufliegen" (Weismann, Abhandlung VII, Nachtrag). Sie unterscheidet sich von der bleibenden Dauereikeimgruppe nur durch ihr Schicksal, da sie, nachdem sie „bis zur Ablagerung des feinkörnigen Dotters heranwuchs", verschwindet, indem sie sich „auflöst".

Einen solchen „Auflösungsprozess" konnte ich bei *Moina rect.*, wie oben ausgeführt, nur dann konstatieren, wenn die Dauereikeimgruppe kleiner blieb als die übrigen Keimgruppen. Da nun bei *Daphnia pulex* als Charakteristikum der Dauereikeimgruppe, wie der, ihr äußerlich ganz gleichen Akgr. im wesentlichen der Größenunterschied gegenüber den vor ihr gelegenen Keimgruppen gilt, so ergibt sich daraus ohne weiteres, dass jedenfalls eine Identifizierung beider Erscheinungen nicht vorgenommen werden kann.

Dagegen spricht auch, dass auch bei *Moina* außerdem noch typische, abortierende Dauereier vorkommen, Dauereier, die bereits braunen Dotter abgeschieden haben und dann zugrunde gehen. Derartige Erscheinungen stimmen freilich genau mit denen bei *Daphnia pulex* und *D. magna* überein. Ich kann über ihr Vorkommen und ihre Bedeutung bei *Moina rect.* nichts näheres aussagen, da ich sie nur ganz gelegentlich beobachtete und nur konstatieren konnte, dass sie für das Geschlecht der Nachkommenschaft bedeutungslos sind. Dies scheint auch nach von Scharffenberg bei *Daphnia magna* so zu sein: Wie aus seinen Protokollen hervorgeht, besaß zwar immer wieder die Nachkommenschaft derjenigen Weibchen, die die Akgr. zeigten, die Abortiv-Dauereikeimgruppe; aber Dauereier scheinen aus ihr nicht hervorgegangen zu sein.

Immerhin scheint vielleicht diese Tatsache auf einen physiologischen Zusammenhang der dauereiähnlichen Keimgruppe und der Akgr. zu deuten. Wie wir sahen, kann auch bei *Moina* aus einer dauereiähnlichen Keimgruppe anstatt des befruchtungsbedürftigen Weibchens ein Weibchen mit einer dauereiähnlichen Keimgruppe entstehen (vgl. Fig. VIII). In dieser Weise können, funktionell wenigstens, die dauereiähnlichen Keimgruppen und die Akgr. den-

noch in Verbindung gebracht werden. Bei *Moina* ist es eben möglich, dadurch, dass noch zwei andere Merkmale die Dauereikeimgruppe kennzeichnen, sie auch dann zu erkennen, wenn der Größenunterschied zwischen ihr und den übrigen Keimgruppen nicht ausgebildet ist.

Die Abortiv-Dauereikeimgruppe kann demnach vielleicht als ein weiteres Bindeglied der Entwicklung, die vom parthenogenetischen Sommerei über die mit kompakten Einukleolus sich vollziehende Eibildung und die dauereiähnliche Keimgruppe zur Ausbildung des endgültigen Dauereis führt, betrachtet werden.

VII. Weitere Veränderungen.

a) Quantitativer Art.

1. Messungen an Keimzellen (Prüfung auf K/P).

Issakówitsch und Popoff haben bereits darauf hingewiesen, dass der Generationszyklus der Cladoceren mit dem Lebenszyklus einer in reiner Linie gezüchteten Protozoenkolonie große Ähnlichkeit hat. Sie vermuten daher, dass auch bei Cladoceren im Verlaufe des Zyklus und bei Abänderungen der äußeren Bedingungen Änderungen der Kernplasmaspannung auftreten, die wie beim Protozoenzyklus zur Bildung geschlechtlicher Generationen führen. von Scharffenberg fand bei gleichaltrigen, hungernden Tieren am ausgebildeten Ei die gleiche Größe für Kern und Zellkörper wie bei gutgenährten. Er weist daraufhin die von Issakówitsch und Popoff geäußerte Ansicht zurück.

Wenn auch die unregelmäßige Form der Keimzellen und vor allem der wachsende Dotterreichtum des reifenden Eies jede Messung sehr fragwürdig machen, so versuchte ich doch, die Frage auch an meinem Material zu prüfen.

Gemessen wurde jeweils der Flächeninhalt des größten optischen Querschnittes, und zwar benutzte ich hierzu ein Planimeter, mit dem sich derart unregelmäßig begrenzte Flächen sehr einfach und relativ exakt ausmessen lassen[3]). Volumberechnungen anzustellen, war bei der unregelmäßigen Form des Materials völlig unmöglich.

Wie ungenau daher auch alle diese Messungen sein müssen, so seien im folgenden doch einige davon erwähnt, die eine gewisse Regelmäßigkeit der Änderung der Kernplasmarelation erkennen lassen.

Die Größe des Kernes im Verhältnis zur Zellgröße schwankt außerordentlich. Wird die Zellgröße gleich 100 gesetzt, so finden sich für die zugehörigen Kerngrößen Werte zwischen 10 und 95

3) Herrn Dr. ing. Fuchs, der mir die Benutzung eines Planimeters aus dem Besitze des Deutschen Museums gütigst gestattete, möchte ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank sagen.

auf den verschiedensten Stadien der Eibildung. Bei der Schwierigkeit einer exakten Zellgrößenmessung lassen sich auch aus einer größeren Anzahl von Messungen gesetzmäßige Größenverhältnisse kaum ableiten. Nur zwei Fälle seien angeführt, um zu zeigen, dass K/P-Veränderungen wohl im Zusammenhang mit der Abänderung des Milieus auftreten mögen.

An den oben erwähnten bei verschiedener Temperatur aufgezogenen Geschwistertieren wurden Keimzellen von gleicher absoluter Kerngröße gemessen. Bei den in 24° gezogenen Tieren fand sich eine K/P von 47,37% und 36,84%, bei den in 12° gezogenen betrug die K/P 31,3 % resp. 23,33 %. Das würde darauf hindeuten, dass in der Wärme, also unter den die Parthenogenese begünstigenden Verhältnisse die K/P zugunsten des Kernes sich ändert.

Vielleicht könnten auch, als weiterer Beitrag zur Stütze der Vermutung, dass mit fortschreitender Tendenz zur Gamogenese die Relation K/P zugunsten des Plasmas verschoben wird, die Zahlen betrachtet werden, die sich bei der Messung von Dauereikeimgruppen ergaben.

Aus der Tabelle IV, die die für K/P gefundenen Werte bei einigen Dauereikeimgruppen (Nr. 1—7) und dauereiähnlichen Keimgruppen (Nr. 8—11) nebeneinander stellt, ist leicht zu ersehen, dass in der Mehrzahl der Fälle die Relation bei den Nährzellen höhere Werte ergibt als bei den Eizellen. Die K/P für die drei Nährzellen (es wurden in einzelnen Fällen nur 1 oder 2 Nährzellen ausgemessen) sind in den drei ersten Rubriken, die für die Eizelle in der letzten Rubrik dargestellt. Die Werte sind wieder der leichteren Vergleichbarkeit halber für P = 100 berechnet.

Tabelle IV.

	Nährzellen			
	I	II	III	Eizelle
1.	37,8 %	35,16 %	—	16,3 %
2.	—	50 %	71,4 %	22 %
3.	—	65,2 %	76,2 %	30,4 %
4.	60,8 %	63,2 %	68 %	40,9 %
5.	48,9 %	47,6 %	52 %	43,1 %
6.	—	83 %	—	77 %
7.	40,68 %	—	—	37,8 %
8.	38,3 %	39,2 %	—	21,7 %
9.	48,8 %	47 %	46,19 %	29,27 %
10.	46 %	40,8 %	40,8 %	35,8 %
11.	34,8 %	—	—	24,65 %

Von allgemeiner Gültigkeit kann auf das übereinstimmende Verhalten dieser relativ wenigen Fälle hin natürlich nicht die Rede sein. Aus anderen Messungen scheint gerade das Gegenteil hervorzugehen, wie das ja bei der Unzulänglichkeit der quantitativen Bestimmung eines so unregelmäßig geformten Materials natürlich ist. Dennoch darf vielleicht in den wenigen übereinstimmenden Daten ein Hinweis auf Verhältnisse gesehen werden, die besonderes Interesse dadurch gewinnen würden, dass sie sich zu den für die Protozoenzelle von Richard Hertwig und seiner Schule aufgestellten Gesetzmäßigkeiten genau reziprok verhalten würden.

2. Messungen an Darmzellen.

Angesichts der oben bereits betonten Tatsache, dass wir es in den Keimzellen mit sehr schwer exakt messbaren, für Zellgrößenbestimmungen sehr undankbaren Elementen zu tun haben, hat Papanicolau schon darauf hingewiesen, dass Veränderungen des physiologischen Zustandes in der variablen Größe der leichter messbaren Darmzellen zum Ausdruck kommen. Er kam zu dem Resultat, dass in der Tat Temperatur, Ernährung, Wurf- und Generationszahl eine deutlich erkennbare Wirkung auf die Größe der Darmzellen ausüben, und zwar in dem Sinne, dass „die Wärme die Größe der Zellen und Kerne verkleinert, also zugunsten der Parthenogenese wirkt, Kälte und Hunger die Zellen und Kerne vergrößern, also zugunsten der gamogenetischen Fortpflanzung wirken“ (Papanicolau 1910b).

Wir haben es also bei diesen Größenbestimmungen nicht eigentlich mit Verschiebung des Verhältnisses vom Kern zum Plasma zu tun, sondern mit der Abänderung der Elemente im ganzen. Dieser Unterschied muss besonders deshalb hervorgehoben werden, weil sich daraus ergibt, dass auf derartige Größenveränderungen die theoretischen Erwägungen, die für Veränderung der Kernplasmarelation Geltung haben, nicht ohne weiteres übertragen werden dürfen. Wir können jedenfalls einen kausalen Zusammenhang zwischen den von Papanicolau gefundenen Größendifferenzen und den Veränderungen der Sexualtendenz nicht konstruieren. Doch lässt sich ein gewisser Parallelismus auch hier wieder recht wohl auffinden, wenn auch die außerordentlich variablen Verhältnisse nur annäherungsweise brauchbare Daten liefern.

Vor allem ist es die Form der Darmepithelzellen selbst, die Messungen unter Umständen schwierig und unzureichend macht. Häufig sind die gewöhnlich flachen, polyedrischen Zellen wohl im Zusammenhang mit gewissen, nicht näher analysierten Funktionszuständen des Darmes drüsig erweitert. Die Ausmaße der Zellen eines Einzeltieres sind untereinander keineswegs die gleichen und zeigen vor allem in den einzelnen Regionen des Darmrohres recht

bedeutende Differenzen. Die Zellflächen des Anfangs- und Enddarms sind im allgemeinen größer als die des Mitteldarmes. Man muss daher die Messungen stets an einer eng umschriebenen Region, etwa dem mittleren Teil des Mitteldarmes, und möglichst in gleichen funktionellen Zuständen, vornehmen, um die Fehlerquellen von dieser Seite her möglichst einzuschränken. Das Resultat der ausgeführten Messungen ist in den nachstehenden Tabellen V, VI und VII dargestellt.

Tabelle V.

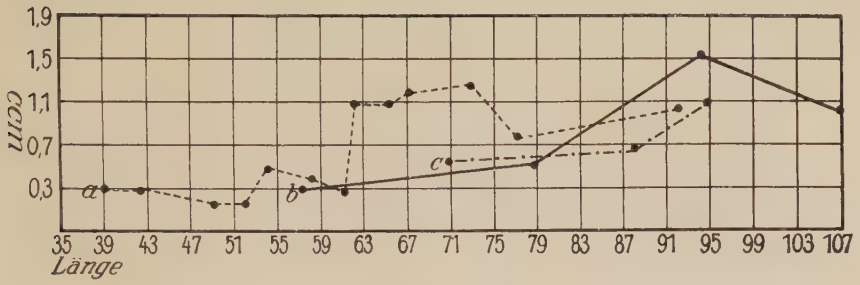


Tabelle VI.

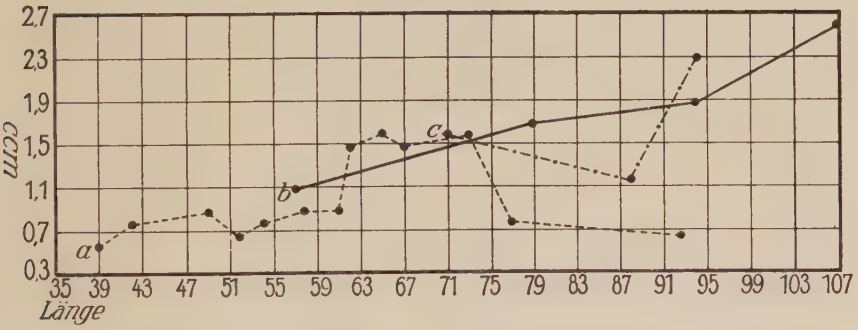


Tabelle VII.

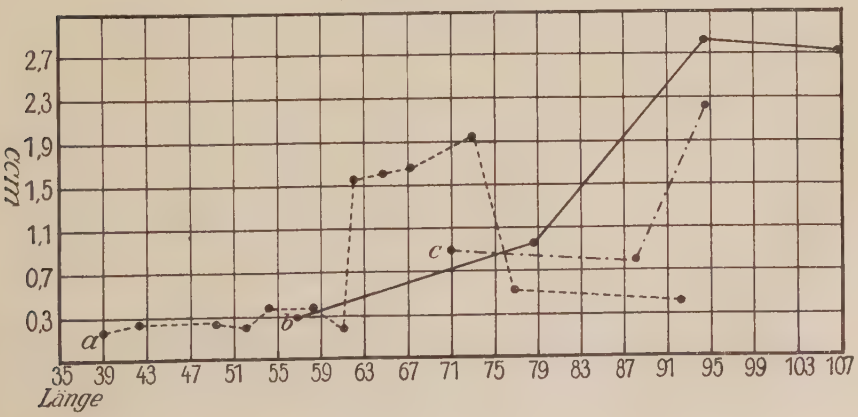


Tabelle V gibt die Flächenmaße, Tabelle VI die Höhenmaße, Tabelle VII die berechneten Volumina an. Die Messungen wurden täglich an drei Vergleichskulturen ausgeführt. Zwei Kulturen, von denen die eine der 1., die andere der 5. Generation angehörten, wurden bei 20° gehalten (gestrichelte Kurve *a* und schwarze Kurve *b*). Eine 3., ebenfalls der 5. Generation angehörige, wurde bei 25° gehalten (Strich-Punkt Kurve *c*). Die Messungen wurden vom Tage der Geburt an bis zur Ausbildung des 1. Wurfes täglich vorgenommen. Auf der Abszisse wurde die Körperlänge der Tiere, auf der Ordinate die zugehörige Zellgröße eingetragen, so dass die einzelnen Punkte der Kurve den ganzen Wachstumsverlauf der Darmepithelzellen bis zur Ablage des 1. Wurfes wiedergeben.

Trotz des recht unregelmäßigen Verlaufes der Kurven, der wohl auf die oben schon erwähnten Fehlerquellen zurückzuführen ist, lässt sich doch aus dem Vergleich der drei Kurven unmittelbar erkennen, dass die Kurve VII a, also die Darmzellgröße der ex-Ephippio-Tiere auch in ihrem Maximum erheblich gegen die maximale Darmzellgröße der Tiere der 5. Generation zurücksteht, dass also die Generationszahl die Größe der Darmepithelzellen beeinflusst. Zweitens sehen wir, dass eine wenn auch unbedeutende Zellgrößendifferenz zwischen den bei 20° und 25° gehaltenen Tieren in dem Sinne besteht, dass das Wärmemaximum hinter dem des in mittlerer Temperatur gehaltenen Tieres zurückbleibt (Kurve *c* verglichen mit Kurve *b*). Drittens zeigt der Verlauf der Kurven in allen drei Tabellen, dass Zellhöhe (Tabelle VI) und Gesamtvolumen (Tabelle VII) annähernd gleiche Veränderungen unter den verschiedenen Bedingungen erfahren, dass aber die Werte für die Zelloberfläche (Tabelle V) viel geringere Differenzen aufweisen.

Eine Vergleichung der Oberflächeninhalte allein würde also in diesem Falle das Resultat gegeben haben, dass bei frühen und späten Generationen die Zellgrößen nicht derart voneinander abweichen, dass von charakteristischen Differenzen gesprochen werden kann. Erst die Volumvergleichung lässt die wahren Verhältnisse erkennen.

Der Verlauf der Kurven zeigt schließlich, dass einzelne Messungen gleichaltriger oder gleichlanger Tiere verschiedener Provenienz die widersprechendsten Resultate ergeben können; die Wirkung der Temperatur resp. der Generationszahl erscheint keineswegs an allen Punkten der Kurve gleich. Erst die Aufstellung einer derartigen, einer fortlaufenden Beobachtung entsprechenden Reihe, konnte zu einem annähernd richtigen Bilde der Wirkungsweise beider Faktoren führen.

Dennoch möchte ich noch eine Reihe von Einzelmessungen zur Ergänzung der in den Kurven gegebenen Verhältnisse heranziehen, Messungen, die in der Tabelle VIII wiedergegeben sind.

Tabelle VIII.

	I(ccm³)	i(cm²)	d	Temp.		Ovulation
1.	0,14	0,2	0,7	25 °	Hungertier M_1^1	I
2.	0,2	0,4	0,5	25 °	Mittl. Ernährg. M_1^1	I
3.	0,28	0,4	0,7	25 °	„ „ M_1^5 Nukleolen kompakt	I
4.	0,48	0,4	1,2	25 °	„ „ M_1^5	I
5.	0,5	0,5	1,0	25 °	„ „ $(M_2^2)_1^4$	I
6.	0,56	0,8	0,7	25 °	„ „ $(M_2^2)_1^4$	I
7.	0,6	0,5	1,2	25 °	Hunger M_1^1 Nukleolen schwach differenziert	I
8.	0,68	0,4	1,7	25 °	Mittl. Ernährg. $(M_2^1)_1^5$	I
9.	0,78	0,6	1,3	25 °	„ „ $(M_2^4)_1^5$	I
10.	0,84	1,2	0,7	25 °	„ „ — Nukleol. schwach differenz. Tendenz bisexuell	II
11.	1,0	1,0	1,0	25 °	„ „ $(M_2^2)_1^4$	II
12.	1,0	2,5	0,5	25 °	„ „ — Brutraum + ♂ Nukleolen kompakt	II
13.	1,6	1,6	1,0	15 °	Hunger M_0^0 Nukleolen kompakt	II
14.	1,68	1,2	1,4	15 °	„ — (vgl. Nr. 1)	II
15.	1,7	1,0	1,7	—	Dauereierbildung	I
16.	1,87	1,7	1,1	25 °	$(M_2^2)_1^4$	II
17.	2,24	1,6	1,4	25 °	Hunger M_1^2	II
18.	2,38	1,4	1,7	6 °	M_1^1 Nukleolen schwach differenziert	II
19.	3,4	2,0	1,7	6 °	$(M_2^4)_1^6$ Nukleolen kompakt	II
20.	3,6	2,0	1,8	6 °	M_1^1 Nukleolen kompakt	I
21.	3,6	2,4	1,5	15 °	Hunger M_1^2 Nukleolen schwach differenziert	II

In der 1. Vertikalreihe stehen die Volumina der Darmzellen in aufsteigender Größenfolge, in der 2. der Oberflächeninhalt, in der 3. die Höhe des Prismas. Aus der Tabelle lässt sich deutlich die Wirksamkeit der Temperatur erkennen. Die höchsten verzeichneten Ziffern finden sich bei drei in 6° C gehaltenen Tieren verschiedener Generationen. Die niederen Ziffern sehen wir vorwiegend auf die in 25° C gehaltenen resp. ganz jungen Tieren beschränkt. Wie Kälte wirkt auch Hunger, soweit seine Wirkung nicht durch erhöhte Temperatur aufgewogen wird (Tabelle VIII, 17). Das zeigt besonders die Gegenüberstellung der zwei Geschwistertiere Nr. 1 und Nr. 14, von denen das eine bei 25° C, das andere bei 15° C hungernd gehalten wurde.

Dass auch der bei zunehmender Sexualtendenz vorhandene physiologische Gesamtzustand in dieser Weise zum Ausdruck kommt, zeigt die recht beträchtliche Darmzellgröße des befruchtungsbedürftigen Weibchens (Tabelle VIII, 15).

Im allgemeinen kann also der Befund Papanicolau's als bestätigt angesehen werden, wenn auch die individuellen Größenschwankungen nicht gestatten, in diesen Erscheinungen mehr zu sehen als eine Reihe von Veränderungen, die mit denen der Sexualtendenz parallel verlaufen, und als quantitativ messbares Merkmal für den physiologischen Gesamtzustand des Tieres recht wohl brauchbar sein können.

b) Qualitative Veränderungen im Plasma.

Die Frage nach qualitativen Veränderungen im Plasma selbst innerhalb des Zyklus oder unter veränderten Existenzbedingungen lag von vornherein sehr nahe. Hatten sich doch gerade bei *Moina rect.* qualitative Veränderungen wenigstens des Deutoplasmas, der Dottersubstanz, schon durch Papanicolau nachweisen lassen, Änderungen, die durch die verschiedene Färbung der Dottertröpfchen gegeben sind, und die auch nach meinen Beobachtungen als Korrelat des physiologischen Gesamtzustandes anzusehen sind. Der Dotter ist bei optimal gehaltenen Tieren hellrosa gefärbt, lila bis hellblau bei Tieren, welche auch im übrigen einen weniger kräftigen Eindruck machen. Ganz farblos erscheint der Dotter, wenn wir es mit wirklich hungernden Tieren zu tun haben.

Die Bedeutung des Dotters für das Geschlecht der aus den betreffenden Eiern entstehenden Tiere konnte ich jedoch in der Weise, wie dies Papanicolau gelungen ist, nicht feststellen. In den meisten Fällen, in denen ich auf diesen Punkt mein Augenmerk richtete, entstanden stets nur parthenogenetische Weibchen, mochten die Eier lila oder blau oder ganz farblos sein. Das beweist natürlich nichts gegen die von Papanicolau konstatierte häufige Übereinstimmung des Übergangs zur Bisexualität mit den

Farbänderungen des Dotters. Es zeigt nur, dass es sich hier, genau wie bei den allmählichen Veränderungen der Nukleolenform, um einen morphologisch sichtbaren Ausdruck physiologischer Änderungen handelt, die wohl für den Kräftezustand der Tochtergeneration von Bedeutung sind, aber nicht ausschlaggebend für das Geschlecht des Tieres zu sein brauchen.

Abgesehen von diesen deutoplasmatischen Differenzen ließ sich aber eine kontinuierlich seriierbare, sichtbare Veränderung des Plasmas, wie sie etwa der des Nukleolus entsprechen würde, am lebenden Objekte nicht auffinden.

Vielleicht lässt sich in diesem Zusammenhange eine Erscheinung betrachten, über deren Bedeutung ich bisher nicht ins Klare kommen konnte, die aber wohl mit den Faktoren in Zusammenhang steht, die wir oben bereits für die Gestaltung des Nukleolus verantwortlich gemacht haben.

Häufig ist gerade in solchen Keimzellen, die durch Kälte, Hunger, Alter, oder andere ungünstige Momente geschädigt sind, ein helles, vakuolenartiges Gebilde, wie es z. B. in Figur III mit eingezeichnet ist, zu sehen. Es ist seiner Größe und Lage nach recht variabel. Mit Vorliebe findet es sich in solchen Keimzellen, die kompakte Nukleolen enthalten.

In 24 von 50 beobachteten Fällen wurde das Auftreten des Bläschens gleichzeitig mit dem Vorhandensein des kompakten Nukleolus konstatiert.

Von diesen waren 5 in der Kälte aufgezogen, 2 ohne Nahrungszusatz, 9 waren von Natur mangelhaft ausgestattete Tiere, in drei Fällen handelte es sich um Tiere, die einem späteren Wurf angehörten, in einem um ein einer hohen Generationszahl angehöriges Tier, zweimal um degenerierende Keimgruppen, zweimal um dauereiähnliche Keimgruppen. Die übrigen 26 Tiere zeigten entweder Degenerationserscheinungen im Ovar (10 Fälle) oder ließen an der Neigung zur Bildung kompakter Nukleolen u. s. w. ihren geschwächten Gesamtzustand erkennen.

Im ganzen geht aus diesen Daten deutlich hervor, dass diese Bläschen im Zusammenhang mit degenerativen Prozessen auftreten, wie denn auch ein gehäuftes Auftreten der Bläschen in den Keimzellen nicht mehr rückgebildet werden kann und zum völligen Zerfall der betreffenden Keimzelle führt.

VIII. Zusammenfassung und Schluss.

Im folgenden seien die im Verlaufe der Untersuchung gewonnenen Resultate kurz zusammengestellt:

1. Im Verlaufe des Eiwachstums existiert eine frühe Periode der morphologisch sichtbaren Differenzierung der Keimgruppen in Ei- und Nährzellen. Sie kommt in der Gestalt des Nukleolus

zum Ausdruck. Die drei Nährzellen sind durch den Besitz eines einheitlichen kompakten Nukleolus charakterisiert. Der Eizellnukleolus setzt sich dagegen aus mehreren Einzelstücken zusammen.

2. Diese Differenzierung verschwindet bei Herabsetzung der Stoffwechselintensität des Tieres. Der Eizellnukleolus nimmt allmählich die Gestallt der Nährzellnukleolen an. Die Herabsetzung der Stoffwechselintensität wurde hervorgerufen durch Hunger, Kälte, chemische Einwirkungen (Neutralrot), Alter des Zyklus, Alter des Individuums, besonders spätes Ausschlüpfen aus dem Dauerei, angeborene mangelhafte Konstitution.
3. Eine weitere Veränderung kann unter den genannten Um ständen eintreten, indem erstens der Eizellnukleolus kompakt wird und zweitens Eizelle und Kern von vornherein kleiner bleiben als die Nährzellen.
4. Die so charakterisierte Keimgruppe ist typisch für das An fangsstadium des Dauereies Die Entscheidung, ob sich die Keimgruppe zum Dauerei entwickelt, ist von ihrer Größe im Verhältnis zu derjenigen der vor ihr liegenden Keimgruppen abhängig. Ist sie größer als diese, so entsteht ein befruchtungsbedürftiges Dauerei; ist sie ebenso groß, so entsteht ein befruchtungsbedürftiges Weibchen, ist sie kleiner, so geht die Eianlage in der Regel zugrunde.
5. Es besteht somit eine durch alle Übergänge verbundene Reihe von Eibildungsformen. deren Anfangsglied das parthenogenetische Ei mit wohl ausgebildeter Differenzierungsperiode, deren Endglied das befruchtungsbedürftige Dauerei ist.
6. Die oben genannten, für die Gestalt des Nukleolus ausschlaggebenden Faktoren sind die gleichen, die für die Änderung der Sexualtendenz im Zyklus verantwortlich gemacht werden. Die Gestaltsänderungen des Nukleolus können daher sehr wohl als morphologischer Ausdruck der für die Sexualtendenz wesentlichen physiologischen Veränderungen angesehen werden.
7. Parallel mit diesen gehen weitere Veränderungen der Keimzellen.
   a) Die Massenbeziehungen zwischen Kern und Plasma, wenn sie auch exakter Messung schwer zugänglich sind, scheinen proportional der Stoffwechselintensitätsabnahme eine Verschiebung zugunsten des Plasmas erfahren zu können.
   b) Unter den unter 2. genannten Umständen tritt zuweilen ein Bläschen im Plasma auf, das vielleicht als Übergangsform zu Degenerationserscheinungen zu deuten ist.
8. Eine weitere Parallele lässt sich vielleicht aus den für die Darmzellgröße gefundenen Tatsachen konstruieren.

Die mitgeteilten Befunde scheinen mir in mehrfacher Hinsicht von Interesse zu sein. Erstens zeigen sie, dass jener innere Faktor, dessen Umstimmbarkeit durch äußere Faktoren für die Art der Eibildung verantwortlich gemacht wird, in morphologischen Veränderungen der Geschlechtszellen sich äußert.

Damit ist die Möglichkeit gegeben, die Wirksamkeit dieses inneren Faktors, die bisher nur aus dem Resultat des Experiments erschlossen werden konnte, am Ovar selbst genauer zu analysieren und damit vielleicht den physiologischen Grundlagen für die Veränderung der Eibildung näher zu kommen.

Freilich müssten wir, um in diesem Sinne die Veränderungen am Nukleolus verwerten zu können, von dessen physiologischer Bedeutung besser unterrichtet sein, als wir es jetzt sind. Die innigen Beziehungen der Nukleolen-Veränderungen zu den Schwankungen der Stoffwechselintensität im ganzen, zu den Wachstumsverhältnissen der Keimzelle insbesondere, wie sie sich aus den vorstehenden Befunden ergeben hat, weist entschieden darauf hin, dass der Nukleolus als ein äußerst aktiver, für den Stoffwechsel der Zelle höchst bedeutsamer Zellbestandteil angesehen werden muss. Die Oberflächenvergrößerung des Nukleolus bei Steigerung des Stoffwechsels ist sehr wohl verständlich, wenn man annimmt, dass er aktiv am Aufbau der Zellsubstanzen beteiligt ist. Das Prinzip der Oberflächenvergrößerung bei gesteigerter Leistung ist ja in der gesamten Organismenwelt verbreitet. Es lässt sich so auch erklären, dass der Binnenkörper des Eikernes während der ersten Wachstumsperiode aus mehreren Nukleolen besteht, im Gegensatz zu dem kompakten Nukleolus der Nährzellen, da es recht denkbar ist, dass die Eizelle von vornherein einen intensiveren Stoffwechsel hat als die Nährzellen. Vom Standpunkte der Häcker'schen Kernsekrettheorie aus wären jedenfalls diese Verhältnisse weniger einfach zu erklären.

Da bisher experimentelle Untersuchungen über diesen Punkt meines Wissens noch gar nicht vorliegen, ist vielleicht mit diesen Untersuchungen ein Weg eröffnet, dem hier liegenden großen Fragenkomplex etwas näher zu kommen. Die zeitraubenden fortlaufenden Beobachtungen am lebenden Objekte gestatteten es mir bisher nicht, in dieser Weise besonders auch färberisch die Untersuchung zu erweitern, vor allem die Beziehungen zwischen Chromatin und Nukleolarsubstanz vergleichend zu verfolgen.

Es ist anzunehmen, dass die Chromatinanalyse für die verschiedenen Entwicklungsformen Unterschiede ergeben wird, die es ermöglichen, die hier gemachten Angaben exakter zu formulieren und die vielleicht geeignet sein werden, uns einen Einblick in dieses noch so wenig geklärte Gebiet der Zellphysiologie zu verschaffen.

Literatur.

1. Claus, C. Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Z. f. w. Z. Bd. XXVII, 1876.
2. Fischel, A. Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Leipzig 1908, Klinkhardt.
3. Grobben. Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Wien 1879, Alfred Hölder's Verlag.
4. Hertwig, R. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. 1912. Biol. Centralbl. Bd. XXXII.
5. Issakówitsch. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. 1906. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.
6. Jörgensen, Max. Zellenstudien I. Morpholog. Beiträge zum Problem des Eiwachstums. 1912. Arch. f. Zellf. Bd. X.
7. Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren (*Daphnia pulex* und *Polyphemus pedic.*). 1908. Arch. f. Zellf. Bd. I, Heft 4.
8. Kuttner, Olga. Untersuchung über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. 1909. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. II.
9. — Mitteilungen über marine Cladoceren. Febr. 1911. Berlin. Forschungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde.
10. Leussen, Contribution à l'Étude du Développement et de la Maturation des œufs de *Hydatina senta*. La Cellule, Bd. 14.
11. Papanicolau, G. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei den Daphniden. 1910a. Biol. Centralbl. Bd. XXX.
12. — Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Cladoceren. 1910 b. Biol. Centralbl. Bd. XXX.
13. Samassa. Keimblätterbildg. b. d. Cladoceren. I. *Moina rect.* 1893. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.
14. Schleip. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. 1913. Spengel, Ergebnisse etc. Bd. III, 3.
15. v. Scharffenberg, U. Studien und Ergebnisse über die Eibildung u. d. Generationszyklus von *Daphnia magna*. 1911. Internat. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. III.
16. — Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. 1914. Int. Rev. f. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. VI, 2.
17. Winterstein, Handbuch der Physiologie Bd. II, Teil III.
18. Weismann, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Abhdlg. 1—7; 1876—79. Z. f. w. Z. Bd. 27, 29, 33).
19. Woltereck, R. Nahrung der Daphnien. 1908. Int. Rev. f. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. I, 6.
20. — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. 1909. Verhdlg. d. deutsch. zool. Gesellsch. auf d. 19. Jahresversammlg.
21. — Veränderungen d. Sexualität b. Daphniden. 1911. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. IV, 1 u. 2.

Lebenslauf.

Ich wurde am 23. Juli 1889 in Barmen als Tochter des Arztes Dr. med. J. Grunewald geboren. Nach Besuch der höheren Töchterschule und eines fünfjährigen Realgymnasialkurses in Magdeburg absolvierte ich im März 1909 am Kgl. Realgymnasium zu Nordhausen. Ich studierte an der Universität München Naturwissenschaften, insbesondere Zoologie.

Allen meinen Lehrern, vor allem Herrn Geheimrat Prof. R. Hertwig, möchte ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.